Nouvelle description, classification, répartition et variations morphologiques interpopulations d'un diplopode troglobie du sud-est du Brésil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae)

Jean-Paul MAURIÈS
Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes),
61, rue Buffon F-75231 Paris Cedex 05 (France)
collmill@mnhn.fr

Jean-Jacques GEOFFROY
CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, IEGB, Laboratoire d'Écologie générale,
4, avenue du Petit Château F-91800 Brunoy (France)
geoffroy@mnhn.fr

Mauriès J.-P. & Geoffroy J.-J. 2000. — Nouvelle description, classification, répartition et variations morphologiques inter-populations d'un diplopode troglobie du sud-est du Brésil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). *Zoosystema* 22 (1) : 153-168.

RÉSUMÉ
Le diplopode polydesmide troglobie *Alocodesmus yporangae* Schubart, 1946, du sud-est du Brésil, est redécrit et sa position systématique redéfinie. Un nouveau genre *Loedesmus* Mauriès & Geoffroy, monospécifique, est créé (espèce-type : *Alocodesmus yporangae* Schubart, 1946 ; *Leodesmus yporangae* n. comb.). L'espèce et le genre sont placés dans la tribu Cornalatini (Chelodesmidae, Chelodesminae). *Loedesmus* se distingue des autres Cornalatini par son habitus non monoliforme, et du genre *Obiricodesmus* par le processus préfémoral lamellaire des gonopodes. Trois « formes » morphologiques sont reconnues, f. « type », « acutus » et « alambari », et leur répartition géographique précisée. Leur statut est discuté dans l'hypothèse de processus de spéciation allopatrique et péripatrique en cours.

MOTS CLÉS
Diplopoda,
Brésil,
biospéléologie,
spéciation,
systématique.

ABSTRACT
Redescription, classification, distribution and morphological variations between populations of a cave-dwelling millipede from south-east Brazil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae).
The cave-dwelling polydesmid millipede *Alocodesmus yporangae* Schubart, 1946, from southeastern Brazil, is redescribed and its systematic position is discussed. A new monospecific genus *Leodesmus* Mauriès & Geoffroy is created [type species: *Alocodesmus yporangae* Schubart, 1946 ; *Leodesmus yporangae* n. comb.] and placed in the tribe Cornalatini (Chelodesmidae, Chelodesminae). *Leodesmus* can be distinguished from the other Cornalatini by a no monoliform habitus, and from the genus *Obiricodesmus* by the slide-shaped prefemoral process of the gonopods. Three morphological "forms" are formally recognized : "type", "acutus" and "alambari". Their geographical distributions are discussed according to a hypothesis of allopatric and peripatric processes of speciation.

KEY WORDS
Diplopoda,
Brazil,
biospeleology,
speciation,
taxonomy.

INTRODUCTION

L'espèce *Alocodesmus yporangae*, diplopode polydesmide appartenant à la vaste famille Chelodesmidae, a été décrite par O. Schubart (1946) et classée alors par son descripteur dans le genre *Alocodesmus* Silvestri, 1896. On trouve par la suite dans la littérature la même espèce placée soit dans le genre *Alocodesmus* (Silhavy 1974 ; Trajano 1986 ; Gnaspini & Trajano 1994 ; Pinto-da-Rocha 1995), soit dans le genre *Leptodesmus* de Saussure, 1859 (Mauriès 1974 ; Strinati 1975 ; Trajano & Gnaspini-Netto 1991a, b ; Trajano 1987), voire dans le genre *Chelodesmus* Cook, 1895 (Trajano 1993 ; Trajano & Sanchez 1994 ; Thompson & Moracchioli 1996), en dépit du fait que la synonymie de ce dernier avec le genre *Eurydesmus* de Saussure, 1860 ait été établie et reconnue (Hoffman 1980). Dans les cavités de la région d'Iporanga où elle est présente, l'espèce est très abondante et constitue une part importante des composantes saprophages et géophages des biocénoses cavernicoles, notamment sur les bancs de sédiments déposés le long des galeries (Trajano & Gnaspini-Netto 1991a). La fréquence et l'abondance des populations, vivement remarquées lors des explorations spéléologiques et biospéologiques (Le Bret 1963, 1975 ; Strinati 1971, 1975 ; Lino & Allievi 1980), ont permis une première approche écologique et une estimation de la taille de certaines populations (Godoy & Trajano 1984 ; Thompson & Moracchioli 1996). On comprend, à l'examen de ces données, que l'espèce *Alocodesmus yporangae* constitue un matériel de choix pour de nouvelles recherches. Or, l'examen des spécimens conservés et nouvellement capturés nous a montré d'une part, que la description originale de Schubart était largement incomplète et qu'il existait de remarquables variations inter-populations — nous avons en effet identifié trois formes distinctes aisément reconnaissables — et, d'autre part, que la classification de l'espèce était loin d'être claire au sein des Chelodesmidae. Il nous a donc paru indispensable de tenter de répondre à une triple question : quelles sont la nature et la répartition précises de l'espèce et de ses variants morphologiques, quelle place cette espèce occupe-t-elle dans la classification des Chelodesmidae, appartenance à un genre et à une tribu, quelle valeur doit-on donner aux variations observées au sein des populations, dans le cadre des processus de spéciation en cours ? C'est ce but que se propose d'atteindre le présent travail.

MATÉRIEL ET LOCALITÉS

Milieux de vie des populations

Tous les spécimens étudiés proviennent des systèmes souterrains d'Areias et d'Alambari, qui s'ouvrent dans la haute vallée du Rio Ribeira (Municipio de Iporanga, État de São Paulo, sud-est du Brésil). Ces zones de « karst à mogotes » (Juberthie 1983), caractéristiques de nombreuses régions tropicales (Juberthie & Decu 1994) où ils sont parfois en relation avec des phénomènes géologiques de volcanisme et de plutonisme (Maire 1990), se développent dans un calcaire ancien du précambrien (zone Açungui) et appartiennent à la province spéléologique de la vallée du Ribeira (Lino 1989 ; Karmann & Sanchez 1986 ; Auler & Farrant 1996). Elles ont donné naissance à plusieurs ensembles séparés aujourd'hui les uns des autres par le Rio Betari, affluent du Rio Ribeira, ainsi que par des dykes et des matériaux détritiques non solubles installés entre des lentilles de calcaire (Fig. 1). Celles-ci, orientées NE-SW, mesurent de un à dix kilomètres de largeur sur un douzaine de kilomètres de longueur (Sanchez 1984 ; Trajano 1991, 1997 ; Thompson & Moracchioli 1996). La présente étude concerne les diplopodes de quatre cavités : 1) Gruta Areias de Cima (= Areias I) ; 2) Gruta Areias de Baixo (= Areias II) ; 3) Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente ; 4) Caverna Alambari de Cima. Les codes de ces cavités (Tableau 1) correspondent aux inventaires établis pour la faune cavernicole du Brésil (Trajano & Sanchez 1994 ; Pinto-da-Rocha 1995). La température des galeries et du sol est d'environ 20 °C. Les grottes amont et aval du système des Areias peuvent être légitimement considérées comme un unique réseau : il s'agit d'une seule et même rivière et les entrées d'Areias de Cima (amont) et d'Areias de Baixo (aval) ne sont séparées que par une doline de trente mètres de longueur consécutive à un ancien éboulement de

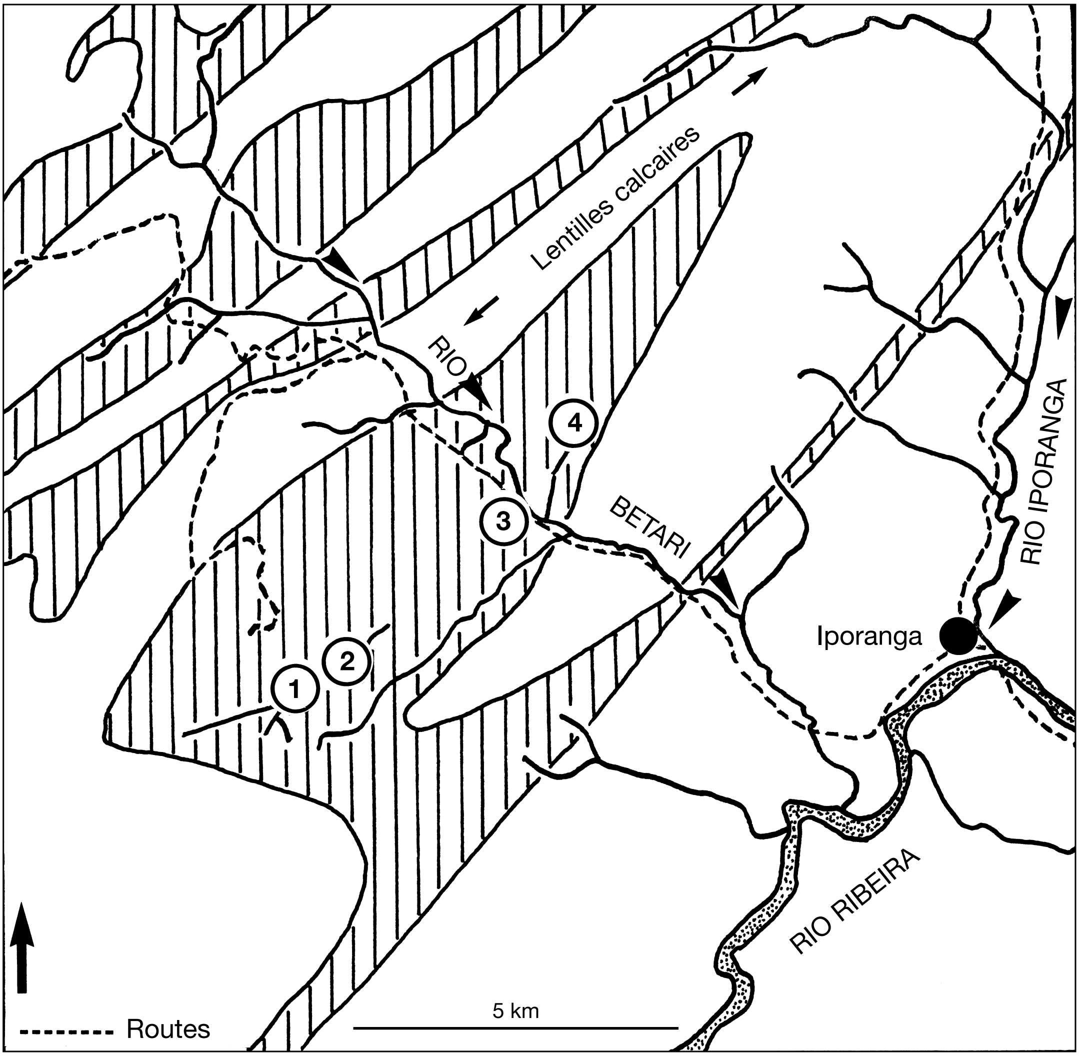


FIG. 1. — Schéma de localisation des cavités dans la zone de karst ; **1**, Gruta Areias de Cima (= Areias I) ; **2**, Gruta Areias de Baixo (= Areias II) ; **3**, Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente ; **4**, Caverna Alambari de Cima.

la voûte. Il conviendra toutefois de les prendre en compte séparément et de bien différencier la partie supérieure, la plus en amont, d'Areias de Cima. Les autres diplopodes connus dans cette zone karstique sont essentiellement *Crypturodesmus* (= *Katantodesmus*) spp. (Oniscodesmidae), *Peridontodesmella alba* Schubart, 1957 (Cryptodesmidae), *Pseudonannolene strinatii* Mauriès, 1974 (Pseudonannolenidae) et *Yporangiella stygius* Schubart, 1946 (Pyrgodesmidae) (Schubart 1946, 1956, 1957 ; Mauriès 1974 ; Trajano & Sanchez 1994 ; Pinto-da-Rocha 1995).

MATÉRIEL EXAMINÉ

Le mâle d'*Alocodesmus yporangae* disséqué, monté en préparation et dessiné par Schubart (1946), provient de la Gruta Areias de Baixo. C'est lui

TABLEAU 1. — Dénomination et localisation des cavités prospectées (Iporanga, SP, Brésil). Établies d'après Trajano & Sanchez 1994 ; Pinto-da-Rocha 1995 ; Thompson & Moracchioli 1996.

Code cavité	Nom cavité	Coordonnées	Altitude	Développement
SP-018	Gruta Areias de Cima (= Areias I)	24°35'20''S 48°42'05''W	205 m	3 260 m
SP-019	Gruta Areias de Baixo (= Areias II)	24°35'20''S 48°42'05''W	205 m	1 760 m
SP-016	Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente	24°33'42''S 48°40'15''W	180 m	340 m
SP-011	Caverna Alambari de Cima	24°33'15''S 48°39'50''W	200 m	1 577 m

que nous désignons comme lectotype, Schubart n'ayant pas formellement désigné d'holotype dans sa description originale. D'autres prélèvements de Schubart proviennent de Areias de Cima. Les prélèvements de Strinati proviennent de Areias de Cima (galerie sud). Les collectes plus récentes ont été effectuées dans l'ensemble des réseaux (E. Trajano leg.). Tous les spécimens sont déposés dans les collections gérées par le Museo de Zoologia da USP (São Paulo, Brésil) = MZUSP, le Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) (Paris, France) = MNHN et le Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Genève, Suisse) = MHNG.

Nous avons distingué au sein de ce matériel trois formes, identifiées d'après la morphologie des gonopodes des mâles adultes, et nommées respectivement forme « type », Forme « acutus » (acérée) et forme « alambari », dont on trouvera plus loin les caractéristiques, la description et la définition.

MZUSP

Trois lames, montages microscopiques de O. Schubart.

1942. Yporanga gruta (Areias de Baixo), ♂ lectotype. Gonopode. Pavan coll. Forme « type ».

1942. P2, P3, P4, P5, P6 + 7, P10, 15, 20, 25, 30, ♂ lectotype. Yporanga gruta (Areias de Baixo). Pavan coll. Forme « type ».

Ces deux préparations ont été faites à partir du mâle, récolté par Crodowaldo Pavan, du tube portant l'étiquette MZUSP 818 (voir ci-après).

3344. Grutas de Areias (de Cima). 19. II.1951. ♂, gonopode. Forme « acutus ».

Cette préparation correspond au mâle MZUSP 822 (voir ci-après).

Spécimens en tubes.

Dans la liste des spécimens en tubes ci-après, les mentions coll. Dreifuss, de 1942, semblent sujettes à caution. Il s'agit en fait du matériel collecté par C. Pavan (en tout 12 exemplaires) comme indiqué par Schubart, 1946, p. 308, bien qu'il soit parfois difficile de faire le départ entre les collectes dues à Dreifuss et celles dues à Pavan.

MZUSP CMP553. Dreifuss/Pavan coll. Cotypes : Areias de Baixo. 1 ♂, 1 ♀. Forme « type ».

MZUSP 814. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 1 ♂. Forme « type ». Une préparation dessinée.

MZUSP 815. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 1 ♂. Forme « type ».

MZUSP 816. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 2 ♀♀. Forme « type ».

MZUSP 817. 3344. 19. II.1951. Schubart coll. Areias de Cima. 4 ♂♂. Forme « acutus ». Une préparation, un dessin.

MZUSP 818. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 1 ♂ (lectotype) disséqué pour préparations. Forme « type ».

MZUSP 819. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 1 ♂, une préparation dessinée. Forme « type ».

MZUSP 820. 1942. Dreifuss/Pavan coll. Areias de Baixo. 4 ♀♀ disséquées. Forme « type ».

MZUSP 821. 3344. Areias de Cima. 19. II.1951. 3 ♀♀. Forme « acutus ».

MZUSP 822. 3344. Grutas de Areias de Cima. 19. II.1951. 1 ♂, préparation microscopique. Forme « acutus ».
MZUSP 823. 3344. Areias de Cima. 19. II.1951. 3 ♀♀. Forme « acutus ».
MZUSP 824. Areias de Cima. 19. II.1951. Schubart coll. 1 ♂, 2 ♀♀. Forme « acutus ».
MZUSP. Caverna Agua Quente (Ressurgencia das Areias). ?. ?.1979. N. S. César Jr coll. 1 ♂, une préparation. Forme « type ».
MZUSP. Caverna Areias de Cima. 10.XI.1982. E. Trajano coll. 1 ♀. Forme « acutus ».
MZUSP. Caverna Areias de Cima. 24.VIII.1983. N. M. Godoy coll. 4 ♂♂, une préparation non dessinée. Forme « acutus ».
MZUSP. Caverna Areias de Cima. 24.VIII.1983. N. M. Godoy coll. 4 ♂♂. Forme « acutus ».
MZUSP. Caverna Agua Quente (Ressurgência das Areias), Bairro da Serra. 22.X.1983. N. M. Godoy coll. 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 préparation. Forme « type ».
MZUSP. Caverna Alambari de Cima. 23.?.1984. E. Trajano coll. 1 ♂, 1 ♀. Forme « alambari ».
MZUSP. Caverna Alambari de Cima. 8.IX.1990. M. C. Chamani et J. P. M. Seino coll. 1 ♂. Forme « alambari ».
MZUSP. Ressurgência das Areias (= Agua Quente Cave). 29.X.1997. E. H. Santos coll. 2 ♂♂, une préparation. Forme « type ».

MNHN
MNHN JB 214. Areias de Cima. Coll. P. Strinati, 29-30.VII.1968. 9 ♂♂, 4 ♀♀, trois spécimens incomplets (nourriture de grandes araignées). Forme « acutus ».
MNHN JB 214. Caverna Agua Quente (Ressurgência Areias). 22.VII.1983. N. M. Godoy coll. 1 ♂. Forme « type ».
MNHN JB 214. Caverna Areias de Cima. 24.VII.1983. N. M. Godoy coll. 3 ♂♂. Forme « acutus ».
MNHN JB 214. Caverna Alambari de Cima. 8.IX.1990. M. C. Chamani et J. P. M. Seino coll. 2 ♂♂. Forme « alambari ».
MNHN JB 214. Ressurgência das Areias (= Agua Quente Cave). 29.X.1997. E. H. Santos coll. 2 ♂♂. Forme « type ».
MNHN JB 214. Gruta Areias de Baixo. 29.X.1997. E. H. Santos coll. 4 ♂♂. Forme « type ».

MHNG
Brésil, SP, Iporanga. Gruta das Areias de Cima. 29-30.VII.1968. P. Strinati coll. 2 ♂♂, 3 ♀♀. Forme « acutus ».

REDESCRIPTION ET CLASSIFICATION DE L'ESPÈCE *ALOCODESMUS YPORANGAE*

L'examen de cet abondant matériel nous a conduit :
– à compléter la description originale de Schubart (1946), non seulement en ce qui concerne la morphologie externe, mais aussi dans la description des gonopodes, qui nécessitait quelques rectificatifs, mais surtout des additifs ;
– à créer un nouveau genre *Leodesmus* comportant, pour l'instant, la seule espèce *yporangae* ;
– à reconnaître, grâce à la morphologie des gonopodes des mâles, l'existence de trois formes distinctes que nous avons nommées : « type », « acutus » et « alambari » et dont le statut sera discuté plus loin.

REDESCRIPTION DE *ALOCODESMUS YPORANGAE* SCHUBART, 1946

Morphologie externe (Fig. 2A, B)
Mensurations : les mâles (N obs = 49) mesurent de 24 à 30 mm de long et atteignent 2,9 mm de large ; les femelles (N obs = 29) sont plus longues (26 à 36 mm) et peuvent atteindre jusqu'à 3,45 mm de large.
La coloration générale est pâle, crème rosâtre sur le vivant ; tête, antennes, flancs, pattes et telson sont blancs ; médiodorsalement, on distingue par transparence une ligne grisâtre formée par le cœur, bien visible sur le vivant.
Tête avec un sillon médian au vertex et deux paires de soies très fines, une paire entre les antennes et une paire plus postérieure. Clypéus à pilosité lâche, formée de soies de tailles inégales.
Antennes assez longues, avec une pilosité lâche de soies fines aux antennomères basaux, devenant courte et dense aux antennomères V et VI ; longueur des antennomères, chez un mâle (MZUSP 24.VII.1983) de 25 mm de long, respectivement : 0,36, 0,70, 0,62, 0,60, 0,65, 0,89, 0,17 = 3,99 mm en tout ; chez une femelle (MZUSP 22.X.1983) de 28 mm de long : 0,34, 0,71, 0,62, 0,60, 0,65, 0,90, 0,20 = 4,02 mm.

Les antennomères II à VI sont modérément claviformes : le VI, le plus volumineux et le plus long a, pour une longueur de 0,90 mm, 0,12 mm de largeur basale et 0,24 mm de largeur distale.
Collum en demi-lune, les lobes latéraux en angle droit émoussé et le bord postérieur presque droit, très faiblement échancré médialement.
Prozonites et métazonites lisses, apparaissant parfois comme très finement réticulés. Dos des métatergites sans le sillon transverse signalé dans la description originale, le seul sillon étant celui qui délimite prozonite et métazonite, le sillon zonital (Fig. 2B, s).
La largeur des anneaux s'accroît progressivement du collum au septième anneau (T.VII, qui n'est que 1,2 fois plus large que le collum) et reste sensiblement la même sur les anneaux suivants (sauf les tous derniers).
Angles antérieurs des carènes des anneaux T.II à T.IV arrondis, le postérieur saillant vers l'arrière (Fig. 2B). Les suivants ont des fausses carènes qui se réduisent à de faibles crêtes prolongées par une dent saillant en arrière.
Aux anneaux porifères (T.V, VII, IX, X, XII, XIII et XV à XVII), l'ozopore s'ouvre latéralement dans un épaississement du côté externe de la fausse carène (Fig. 2A, B, a). Flancs lisses.
Crêtes pleurales généralement discrètes, mais bien visibles et nettement crênelées sur les anneaux T.II à T.VII, la crênelure disparaissant dès les anneaux T.VIII ou T.IX.
Telson robuste ; la forme de l'écaille sous-anale est l'objet de variations individuelles : elle oscille entre un triangle et un trapèze ; dans ce dernier cas, le petit côté (postérieur) s'orne médialement d'un minuscule prolongement triangulaire.
Pattes longues, grêles, paraissant un peu renflées au niveau du coude formé par le tibia et le tarse. En général, les pattes sont modérément pileuses ; à noter quelques fortes soies sur les parties ventrales et distales du tibia et du tarse et sur le côté ventral du métatarse. Ces soies diminuent en taille et en nombre vers la partie postérieure du corps.
Sternites plats et larges, avec seulement quelques soies.
Dans les deux sexes, la partie disto-ventrale des hanches des pattes des anneaux T.VI à T.X ou T.XI dessine un petit angle obtus net (Fig. 2A, c),

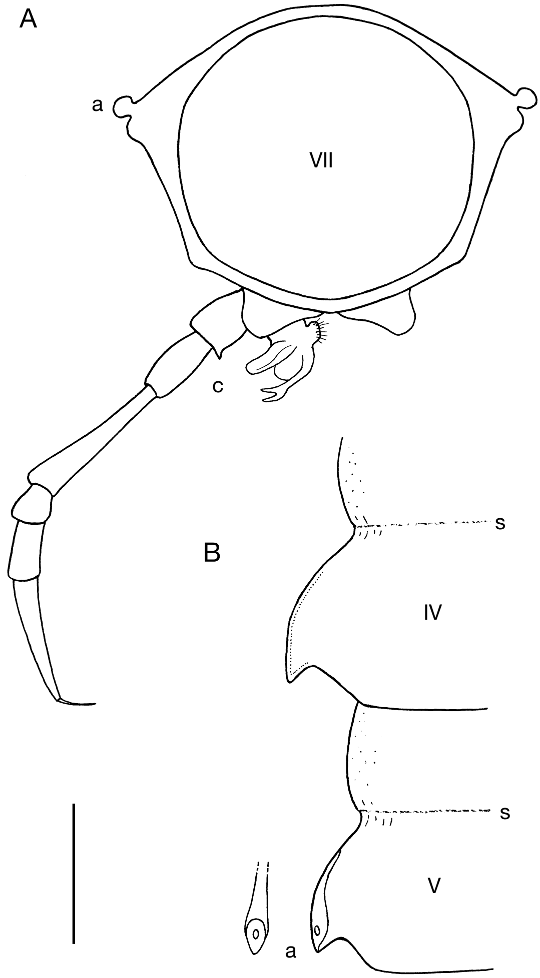


FIG. 2. — *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946), caractères de morphologie externe ; **A**, vue orale du septième anneau (VII) avec, en place, les appendices du côté droit [P.8 (gonopode) et P.9] d'un mâle de la Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente ; **B**, vue dorsale de la moitié gauche de deux anneaux de la partie antérieure du corps : le quatrième (IV, non porifère) et le cinquième (V, porifère) d'un mâle de la Gruta Areias de Cima. Abréviations : **a**, bourrelet paranotal porifère (vu également de côté sur la Fig. B) ; **c**, saillie coxale disto-ventrale ; **s**, sillon zonital. Échelle : 1 mm.

qui s'estompe sur les pattes suivantes. À noter la présence d'une macrosoie sur le côté ventral du préfémur de toutes les pattes.
Unci longs, grêles, arqués et simples.
Longueur totale (hanche et uncus compris), en mm, de diverses pattes d'un mâle (MZUSP 24.VIII.1983) de 25 mm de long et 2,9 mm de

large : P.2 = 2,91, P.3 = 3,34, P.5 = 3,58, P.10 = 4,07, P.20 = 4,23, P.25 = 4,08, P.30 = 3,37.
Longueur, en mm, des différents articles des P.10 du même mâle : hanche = 0,42, préfémur = 0,47, fémur = 1,26, tibia = 0,27, tarse = 0,40, métatarse = 1,02, uncus = 0,23, tota l = 4,07.
Les pattes sont nettement plus courtes chez les femelles : ainsi, une grande femelle (MZUSP 22.X.1983) de 36 mm de long et 3,45 mm de large a des P.10 atteignant seulement 2,92 mm de longueur (0,28 + 0,47 + 0,65 + 0,27 + 0,26 + 0,85 + 0,14 = 2,92).

Caractères sexuels des mâles
Crêtes pleurales (T.II à T.VII) plus nettes chez les mâles que chez les femelles.
Aux P.2, chaque hanche est prolongée en un processus mammiliforme.
Aux P.3, P.4 et P.5, les sternites sont prolongés ventralement par une paire de lobes paramédians arrondis portant chacun une demi-douzaine de soies.

Gonopodes (Figs 3 ; 4)
Les trois grands types de gonopodes, étudiés sur 49 mâles, présentent des caractéristiques communes au niveau de l'orifice gonopodial, des hanches, du préfémur et du processus préfémoral ; les variations les plus remarquables, qui ont été déterminantes pour la caractérisation des « morphotypes », intéressent exclusivement le tibiotarse.
– Orifice gonopodial petit (sa largeur atteint seulement le tiers de la largeur du prozonite), situé à cheval sur les deux zones de l'anneau, ayant une forme intermédiaire entre un ovale transverse et un rectangle, 2,5 fois plus large que long, dont les angles sont très émoussés et dont les contours sont finement ourlés mais non rebordés.
– Les hanches sont assez volumineuses, pourvues médialement d'un crochet coxal (ou canule coxale, cc) robuste et long. Détail important qui n'apparaît pas dans la description originale de Schubart : chaque hanche porte toujours, sur la face orale/ventrale, et un peu vers l'extérieur, deux grandes et robustes soies et, sur la même face mais plus distalement, un processus de forme, de taille et de direction variable selon les individus, la dent coxale externe (dce). La présence simultanée de ces deux soies et de cette dent, qui est observable aussi dans le genre *Obiricodesmus*, a été déterminante dans le choix de classification que nous avons fait pour cette espèce.
– Le télopodite est profondément divisé en deux parties principales :
1) une grande lame (antérieure) s'implante sur la face orale de la courte et robuste partie préfémorale pileuse (pf) : c'est le processus préfémoral (ppf) qui se présente normalement comme une lame rectangulaire qu'une ligne en diagonale sépare en deux zones subégales, une postérieure hyaline (p) et une antérieure (a) plus chitinisée et arrondie à son apex (Figs 3B, F, G ; 4A, G). À noter que ce processus préfémoral est sujet à de très nettes variations ; toutefois, ces variations ne sont très probablement qu'apparentes et dues soit à sa fragilité tégumentaire qui fait qu'il peut être recroquevillé ou partiellement rabattu, notamment dans les préparations microscopiques (Fig. 3C, H), à la dessication, ou un artefact de fixation (Fig. 4E, F) soit à des observations faites sous différents angles (Figs 3A ; 4D) ;
2) le reste du télopodite (tibiotarse, tt), qui est en position postérieure, est moins volumineux mais plus chitinisé, donc moins fragile, que le processus préfémoral ; il présente de ce fait des variations qui ne sont pas des artefacts de fixation ou de préparation. Il est divisé en deux processi dans son tiers ou son quart distal. C'est par la taille relative, la forme et l'ornementation de ces deux processi, un postérieur (que nous qualifierons de tarsal, t), et un antérieur (dit solénomérital, s), qui est parcouru par la rainure séminale et dont la marge postérieure est plus ou moins longuement frangée, que l'on peut reconnaître trois types principaux de variations qui nous permettent de définir les trois formes suivantes : a) la forme « type » : tibiotarse (tt) divisé seulement dans son quart distal. Processus tarsal relativement robuste et plus long que le solénomérital (Fig. 3), comme dans le dessin original publié par Schubart (1946). Cette forme est répartie dans la Gruta Areias de Baixo et dans la Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente (sites 2 et 3 de la Fig. 1) ; b) la forme « acutus » (acérée) : tibiotarse (tt) divisé seulement dans son quart distal. Les deux processi sont très acérés et le

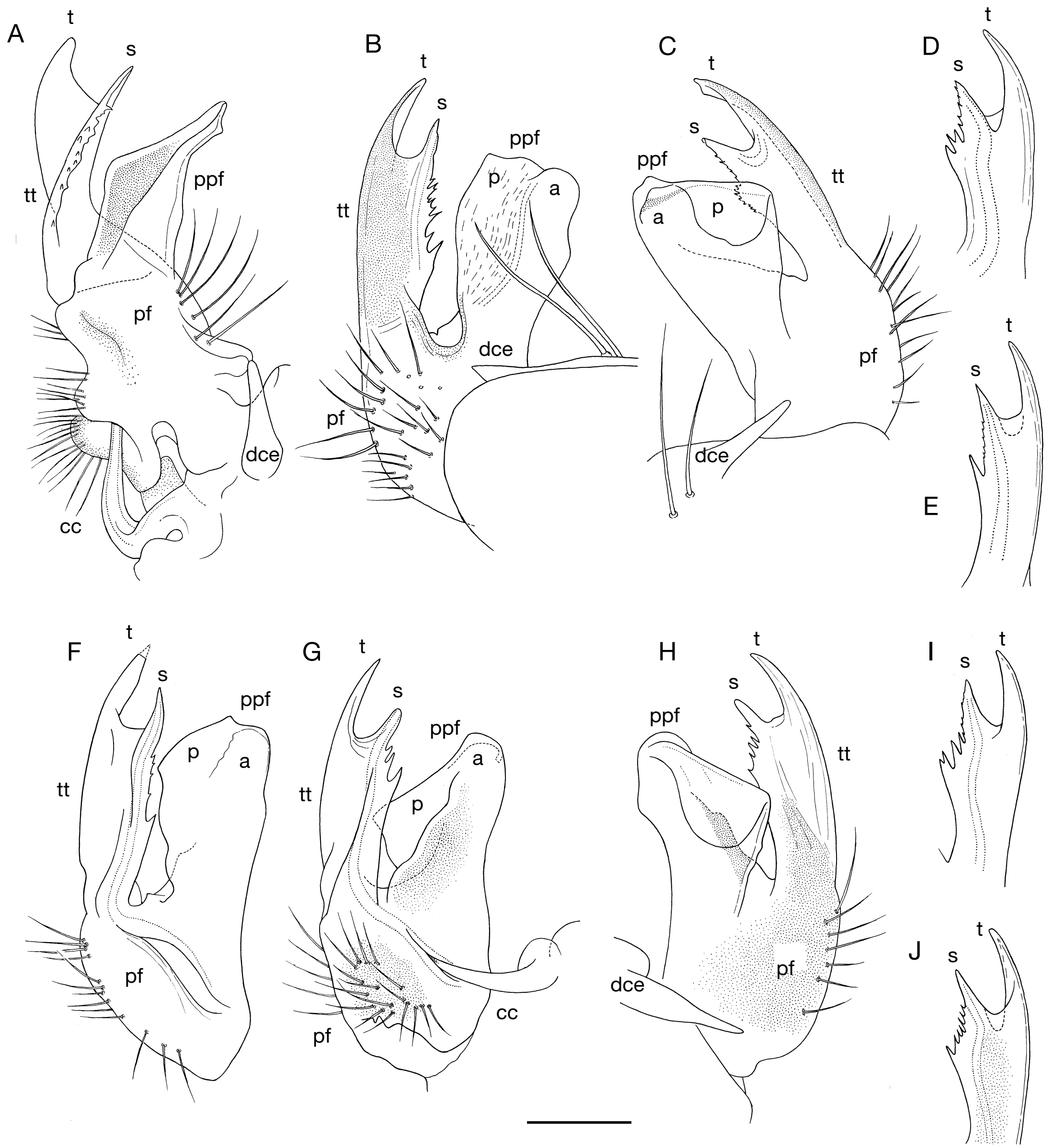


FIG. 3. — *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946), forme « type » : gonopodes de mâles de la Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente (A-E) et de la Gruta Areias de Baixo (F-J) ; **A**, vue caudale du gonopode droit d'un mâle de la Gruta-Ressurgência das Areias da Agua Quente (1997, coll. Santos) ; **B**, vue latérale externe du gonopode gauche du même mâle ; **C**, vue latérale externe du gonopode droit d'un autre mâle de la même cavité (1979, coll. Cesar J.) ; **D**, vue médiale du tibiotarse du gonopode gauche d'un mâle de la même cavité (22.X.1983, coll. Godoy) ; **E**, vue latérale externe du tibiotarse du gonopode droit du même mâle ; **F**, vue médiale du gonopode droit du mâle lectotype (Areias de Baixo, 1942, coll. Pavan/Dreifuss, MZUSP 818) ; **G**, vue latérale externe du gonopode gauche du même mâle ; **H**, vue latérale externe du gonopode droit d'un autre mâle de la même cavité (coll. Dreifuss/Pavan, MZUSP 814) ; **I**, vue médiale du tibiotarse du gonopode gauche d'un autre mâle de la même cavité (MZUSP 819) ; **J**, vue latérale externe du tibiotarse du gonopode droit du même mâle. Abréviations : **cc**, crochet coxal ; **dce**, dent coxale externe ; **pf**, préfémur ; **ppf**, processus préfémoral ; **a**, champ antérieur du ppf ; **p**, champ postérieur du ppf ; **tt**, tibiotarse (= acropodite) ; **s**, processus solénomérital ; **t**, processus tarsal. Échelle : 0,2 mm.

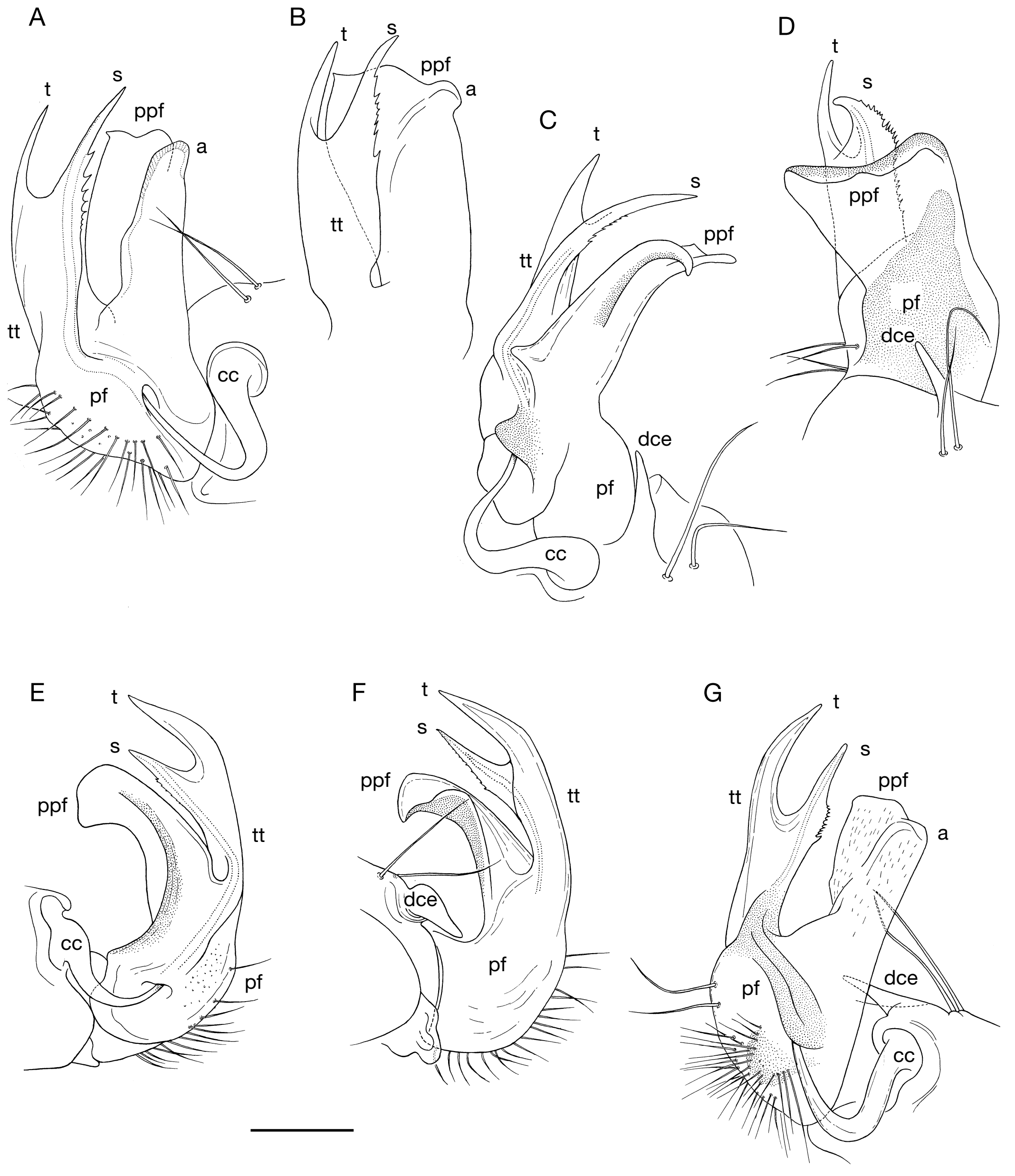


FIG. 4. — *Leodesmus yporangae* (Schubart, 1946) : gonopodes de mâles de la forme « acutus » (A-D) et de la forme « alambari » (E-G) ; **A**, vue médiale du gonopode droit d'un mâle de la Gruta d'Areias de Cima, Yporanga, SP 3344 (préparation O. Schubart) ; **B**, vue latérale externe du gonopode gauche (aplati par la préparation) du même mâle ; **C**, vue médiale du gonopode droit d'un des mâles MZUSP 817 (Areias de Cima) ; **D**, vue caudale du même mâle ; **E**, vue médiale du gonopode gauche d'un mâle de la Caverna Alambari de Cima (coll. Chamani & Seino) ; **F**, vue latérale externe du gonopode droit du même mâle ; **G**, vue médiale du gonopode droit d'un autre mâle de la même cavité. Abréviations : **cc** : crochet coxal ; **dce**, dent coxale externe ; **pf**, préfémur ; **ppf**, processus préfémoral ; **a**, champ antérieur du ppf ; **p**, champ postérieur du ppf ; **tt**, tibiotarse (= acropodite) ; **s**, processus solénomérital ; **t**, processus tarsal. Échelle : 0,2 mm.

tarsal plus court que le solénomérital (Fig. 4A-D). Cette forme est exclusivement présente dans la Gruta Areias de Cima, réseau amont (site 1 de la Fig. 1) ; c) la forme « alambari » : tibiotarse (tt) divisé dans son tiers distal. Processus tarsal robuste et plus long que le solénomérital dont le bord postérieur n'est que faiblement frangé (Fig. 4E-G). Forme répartie dans la Caverna Alambari de Cima (site 4 de la Fig. 1).

LA PLACE DE *ALOCODESMUS YPORANGAE* DANS LA CLASSIFICATION

La cause principale des changements de statut (évoqués plus haut) de *Alocodesmus yporangae* dans la classification n'est ni l'ignorance, ni la négligence des différents auteurs, mais la réelle difficulté qu'il y a, même pour des spécialistes de diplopodes, à se faire une idée claire et rigoureuse de l'actuelle classification des Chelodesmidae. Cette famille constitue, aux dires mêmes des systématiciens les mieux rompus à son étude, un monstre inextricable comme une « immense amibe », au sein duquel il conviendrait de distinguer 10 ou 12 familles plus restreintes (R. L. Hoffmann comm. pers.).

De nombreux travaux de Hoffman, consacrés à la seule famille des Chelodesmidae, sont animés par une volonté de clarification à la hauteur de la complexité des problèmes rencontrés. Déjà, dans son ouvrage de 1980, où il résumait les résultats des nombreuses notes qu'il avait publiées sur cette famille, Hoffman reconnaissait pour les Chelodesminae (la sous-famille américaine des Chelodesmidae) 11 tribus, mais laissait encore en attente, sans attribution tribale, une soixantaine de genres, représentant un ensemble de plus de 150 espèces ! Poursuivant son effort de clarification après 1980, il a revu ou décrit plusieurs tribus, genres et espèces ; le nombre de tribus publiées est passé à 18 ; plusieurs, en préparation, sont encore inédites (Hoffman, *in litt.*). Cependant, le nombre de genres sans attribution tribale et d'espèces mal classées génériquement, bien qu'ayant diminué grâce à ces efforts, reste à ce jour considérable ! L'espèce *yporangae* est du nombre de ces laissées pour compte.

Il a donc fallu, avant de prendre une décision, effectuer un examen approfondi de la littérature qui nous a conduit, dans un premier temps, à éliminer les anciennes attributions génériques (*Alocodesmus, Leptodesmus, Chelodesmus*), inadéquates tant du point de vue nomenclatural (*Leptodesmus* et *Chelodesmus*) que taxinomique (Hoffman 1969, *cf. Alocodesmus* et les Batodesmini).

Ensuite, nous avons examiné les quelques autres possibilités de rapprochement avec divers genres de Chelodesminae qui nous paraissaient possibles, en nous fondant sur des similitudes de structures des gonopodes. Ainsi ont été examinés, avant d'être écartés parce que ne nous satisfaisant pas totalement, les genres *Pseudoleptodesmus* Broelemann, 1902, *Strongylomorpha* Silvestri, 1897, *Brasilodesmus* Broelemann, 1929, *Strongylosomides* Attems, 1901.

Finalement, c'est la proposition faite par Hoffman (1990), dans son travail de révision de la tribu des Cornalatini, de rattacher *Alocodesmus yporangae* à *Obiricodesmus* Schubart, 1955, qui a retenu notre attention. Nous n'avons pas conservé telle quelle cette proposition, puisque *A. yporangae*, tant du point de vue des caractères externes que de celui des structures gonopodiales, ne peut entrer dans le genre *Obiricodesmus*. Toutefois, des similitudes existent qui font qu'en accord avec R. L. Hoffman lui-même, nous créons pour cette espèce un nouveau genre, *Leodesmus*, voisin d'*Obiricodesmus*.

Le nouveau genre se place comme suit dans la classification des Diplopodes :

Classe DIPLOPODA Blainville-Gervais, 1844
Ordre POLYDESMIDA Leach, 1815
Sous-ordre CHELODESMIDEA Cook, 1895
Super-famille CHELODESMOIDEA Cook, 1895
Famille CHELODESMIDAE Cook, 1895
Sous-famille CHELODESMINAE Cook, 1895
(Hoffman 1980)
Tribu CORNALATINI Verhoeff, 1941
(Tribu amendée et révisée par Hoffman 1990)

Genre *Leodesmus* Mauriès & Geoffroy n. gen.

ÉTYMOLOGIE. — Ce genre nouveau est dédié à la Pra Dra Eleonora (Leo) Trajano, Instituto de Biociências da USP, animatrice d'un groupe de recherches sur la faune cavernicole du Brésil à qui l'on doit une grande part du matériel étudié. La position taxinomique de l'espèce étant éclaircie, il nous reste à nous prononcer

sur la valeur que nous accordons aux diverses formes décrites chez les populations de *L. yporangae*.

ESPÈCE-TYPE. — *Alocodesmus yporangae* Schubart, 1946, par monotypie.

ESPÈCES INCLUSES. — Genre monospécifique.

DIAGNOSE. — Cornalatini à paranota très réduites en largeur, mais non en longueur, et d'aspect non moniliforme. Gonopodes : hanches pourvues de deux macrochètes et d'une dent paracoxale, caractère partagé, au sein des Cornalatini, avec le genre *Obiricodesmus*, mais se distinguant d'*Obiricodesmus* par le processus préfémoral en grande lame, et le tibiotarse courtement divisé dans sa partie distale en deux pointes, une tarsale (postérieure) et une solénoméritale (antérieure).

DISCUSSION

Le modèle de l'allopatrie constitue le processus le plus couramment admis pour interpréter la spéciation chez la plupart des animaux : il advient lorsqu'une population est géographiquement isolée d'une autre et apparaît comme source importante de biodiversité (Mayr 1974, 1993 ; Wiley 1981 ; Futuyma 1986 ; Lamotte 1994). Il a été invoqué dans nombre d'interprétations de la colonisation des écosystèmes souterrains et de l'adaptation de populations à ces conditions de vie, espèces partiellement préadaptées évoluant dans un milieu refuge ou espèces pionnières colonisant une niche vide (Vandel 1964 ; Barr 1968 ; Ginet & Decu 1977 ; Peck 1981 ; Culver 1982 ; Juberthie 1984) et a été notamment proposé pour expliquer l'origine des troglobies des régions tropicales dont les grottes contiennent une faune aussi riche et aussi adaptée que dans les zones tempérées (Howarth 1983 ; Trajano 1995). Les formes observées chez *Leodesmus yporangae* sont discontinues dans l'espace, sans contact entre elles et exclusivement liées à l'un ou l'autre des réseaux souterrains considérés (Tableau 2). Leur existence montre qu'un processus de spéciation est en cours ou a déjà atteint un degré irréversible. Comment reconnaître alors la réalité de vraies espèces et dans quel cadre discuter ce phénomène à partir d'observations basées sur un ensemble de caractères morphologiques (Blandin 1980) ? Chez les diplopodes comme chez beaucoup d'arthropodes, les genitalia comprennent plusieurs pièces aux formes complexes fournissant de bons critères de séparation des espèces. Dans l'exemple des chelodesmides étudiés ici, nous nous trouvons dans un cas de polytypisme net, mais avec allotopie avérée. Le statut de forme, sous-espèce, espèce, est bien souvent attribué subjectivement par décision experte d'un spécialiste en référence à la pratique du groupe étudié. Les variations observées chez *L. yporangae* sont au moins du niveau d'importance conduisant habituellement à une séparation spécifique chez les diplopodes, quand les formes concernées sont séparées les unes des autres. Constituées d'individus partageant tous les mêmes modalités de caractères, présentant ces modalités de caractères de manière exclusive et dans des aires de répartition exclusives, les trois formes pourraient être considérées comme des espèces distinctes mais, dans ce type de situation communément rencontrée pour les animaux cavernicoles, l'utilisation des seuls critères morphologiques ne suffit pas toujours à résoudre les problèmes de spéciation mis en évidence par les modèles de répartition (Culver *et al.* 1995). Chez un amphipode troglobie américain, l'analyse des variations liées à 18 loci dans 24 populations provenant de six bassins karstiques a permis de conclure à l'existence de vagues de colonisation séparées, intervenues à des époques différentes et à une différenciation entre populations à l'aide de peu d'échanges géniques (Kane & Culver 1991 ; McCormick & Sarbu 1991). Des phénomènes liés

TABLEAU 2. — Répartition des populations au sein des réseaux souterrains prospectés. N = nombre de mâles adultes observés.

Forme morphologique	**1 Areias de Cima**	**2 Areias de Baixo**	**3 Agua Quente**	**4 Alambari de Cima**
« type »	–	9	8	–
« acutus »	28	–	–	–
« alambari »	–	–	–	4

au polymorphisme enzymatique ont été mis en évidence chez des populations de diplopodes troglobies, comme c'est le cas chez le Cleidogonoidea *Scoterpes copei* (Packard, 1871), qui présente des variations génétiques entre les grottes White et Great Onyx dans le Kentucky (Laing *et al.* 1976). S'il existait entre les populations de *L. yporangae* une zone de contact et de recouvrement reconnaissable et si, sur cette zone commune, on constatait l'existence de formes intermédiaires, alors pourrait-on considérer les trois formes comme des sous-espèces ou les inclure au sein de catégories taxonomiques de la systématique évolutive (Bernardi 1980 ; Génermont & Lamotte 1980 ; Devillers & Tintant 1996). Cette décision répondrait à un besoin de validation des formes biologiques observées tout en appliquant un principe de précaution rendant prématurée la création d'espèces au vu des données disponibles. Or, rien n'appuie l'existence de cette zone de recouvrement et de ces formes intermédiaires, bien au contraire (Tableau 2). En effet, un intermédiaire entre « type » et « acutus » aurait pu être représenté par la variation « alambari ». Or, celle-ci est totalement isolée des deux autres et ce sont les deux formes les plus différentes morphologiquement qui sont géographiquement les plus proches. Il convient donc d'imaginer que se sont produites deux vagues de colonisation séparées et indépendantes, l'une orientée vers les systèmes d'Alambari, l'autre vers les réseaux d'Areias, l'isolation la plus importante étant représentée par la Caverna Alambari de Cima car on remarque une absence totale de diplopodes troglobies dans une autre cavité de la rive gauche du Rio Betari, la Gruta Alambari de Baixo. La comparaison des sites Areias de Cima/Areias de Baixo et Alambari de Cima/Alambari de Baixo, avec existence d'une forme proche du type dans Alambari de Baixo aurait été séduisante mais cette hypothèse ne peut pas être retenue. En outre, il n'est pas aujourd'hui possible de rapporter les données liées aux populations troglobies à celles d'espèces édaphiques correspondantes, comme on le fait pour les poissons troglobies et épigés de la même zone (Trajano 1991). Chez les diplopodes chélodesmides, les formes épigées sont peut-être absentes ou disparues bien que la faune de la forêt tropicale environnante, encore inconnue, puisse abriter une ou plusieurs espèces épigées relatives dont l'étude présenterait le plus grand intérêt.

Les populations migrantes formées lors de la colonisation des divers réseaux, d'effectifs faibles, ont pu contribuer à une fondation nouvelle avec constitution d'un patrimoine génétique sensiblement différent de celui de la population d'origine. Dans les différents sites où ces fondations se seraient produites, la sélection a agi différemment sur ces patrimoines, origine d'une orientation contribuant au processus de spéciation allopatrique.

La population « alambari », bien isolée dans Alambari de Cima, est éloignée des deux autres formes. Un tel isolement, géographique et probablement reproductif, suivi d'une évolution parallèle faisant suite à la colonisation des milieux souterrains par des populations souches, conduit classiquement à un processus de spéciation allopatrique qui fait émerger la forme « alambari ». Les caractéristiques géologiques locales appuient cette interprétation car les systèmes souterrains des Areias et d'Alambari constituent deux ensembles de cavités isolés non seulement par le creusement de la vallée du Rio Betari mais aussi parce que ce dernier s'écoule le long d'un système de dykes et de dépôts détritiques non solubles. Pour les diplopodes comme pour le reste de la faune de ces écosystèmes, la situation actuelle semble être le produit d'événements indépendants au cours desquels la colonisation du milieu souterrain, l'isolation et l'évolution parallèle de lignées d'origine commune ne peuvent que conduire à une spéciation déterminant des espèces phylogénétiquement distinctes (Trajano 1997).

Les populations « type » et « acutus », proches géographiquement, sont séparées l'une de l'autre entre le réseau amont et le réseau aval du système Areias, ce que la seule présence d'une doline d'effondrement de trente mètres ne suffit pas à expliquer de manière convaincante. Toutefois, en dépit de leur extrême proximité, un isolement allotopique, sinon allopatrique, a pu conduire à l'existence de deux formes actuelles définitivement différenciées. L'histoire de leur séparation ne nous est pas connue mais paraît être d'origine extrinsèque et le préalable à un isolement reproducteur secondaire partiellement atteint mais non encore mis en évidence. Nous devons considérer, pour le moins, que le degré de variation présenté

par les trois populations a engendré un processus de spéciation déjà très avancé.
La théorie de la spéciation péripatrique, intervenant par bourgeonnement, par apparition de nouvelles espèces du fait de la modification de populations fondatrices périphériques isolées (Mayr 1954, 1963, 1993), suggère que ces espèces naissantes peuvent être le lieu d'un renouvellement génétique rapide et innovant au sein d'une aire spatiale limitée. Les milieux souterrains nouvellement colonisés, favorables à l'apparition d'isolats, offrent des possibilités certaines à la réalisation de ce phénomène (Juberthie 1984 ; Howarth 1987, 1993). Nous considérons que ce type de spéciation est en passe d'aboutir chez *Leodesmus yporangae* entre les populations « type » et « acutus ». Bien sûr, nous ne savons rien sur la cause de l'isolement, ni sur le déterminisme génétique ou le mécanisme de la spéciation en cours. Nous ne pouvons que formuler une hypothèse dans laquelle la population d'origine, issue du « type » ou d'un ancêtre commun à « type » et « acutus », émet un appendice explorateur dans les parties extrêmes du réseau amont d'Areias de Cima et colonise ainsi de nouveaux habitats, très proches de ceux d'origine. Ces pionniers, aux effectifs modestes, se constituent en population fondatrice coupée de la population souche. Cette population fondatrice traverserait aujourd'hui diverses étapes d'une révolution génétique locale qui la conduit au stade de nouvelle espèce. Une alternative à cette interprétation est que la forme la plus proche d'un ancêtre commun et, si elles existent, des populations édaphiques voisines soit représentée par « acutus ». Dans ce cas la colonisation de l'ensemble des réseaux Areias se serait effectuée avec une spéciation dérivée dans les parties en aval d'Areias de Baixo et Agua Quente, représentée aujourd'hui par la forme « type » ; d'où l'intérêt considérable de prospections nouvelles dans les écosystèmes forestiers environnant les sites cavernicoles en vue de la découverte d'espèces édaphiques relatives.

CONCLUSION

L'accentuation de la différenciation au cours du temps mène les variétés morphologiques de *Leodesmus yporangae* vers la formation de nouvelles espèces. Les populations observées sont peut-être aujourd'hui encore interfécondes ou peut-être ont-elles déjà perdu irréversiblement la possibilité de se croiser, en plus d'avoir perdu celle de se rencontrer dans les conditions naturelles. Cela est dû à un isolement géographique et écologique total — y compris entre Areias de Cima et Areias de Baixo/Agua Quente. Les recherches complémentaires indispensables et les réflexions futures amèneront vraisemblablement à décrire ces formes comme espèces, clades distincts et phylogénétiquement liés. Il est nécessaire, d'une part, de prendre en compte de nouveaux spécimens provenant de la Caverna Alambari de Cima et d'autre part, de rechercher activement s'il existe dans les sols forestiers voisins des formes épigées relatives appartenant au genre *Leodesmus*. Dans le cas des systèmes Areias et Alambari et d'autres grottes de la région (Couto, Bethary, Chuva, Paiva), le phénomène de spéciation se déroule dans une aire géographique limitée, au sein d'îles souterraines proches mais isolées (Gnaspini-Netto & Trajano 1991). Ce qui se produit pour *L. yporangae* n'est pas sans rappeler les situations détectées chez d'autres diplopodes, comme le polychromatisme de *Opisthocheiron canayerensis* Mauriès & Geoffroy, 1983 (Geoffroy 1984) ou la distribution des espèces troglobies d'altitude, hautement endémiques, du genre *Broelemanneuma* en France (Geoffroy 1997). Chez *Orthoporus antillanus* (Pocock, 1894) des grottes de La Barbade (Krabbe & Enghoff 1984), une variation a été mise en évidence par l'observation de structures du gonopode des mâles adultes, dont le coxite seul montre des variations remarquables alors que le télopodite varie faiblement. D'autres exemples intéressants ont été découverts parmi les polydesmides Paradoxosomatidae troglobies d'Australie (Shear 1992 ; Humphreys & Shear 1993). Pour aller plus loin dans l'interprétation, le modèle de répartition des populations de *Leodesmus yporangae* doit être appuyé par de nouvelles données de terrain, confortant la répartition des trois formes dans des sites distincts et l'absence totale de recouvrement spatial des variétés morphologiques. En outre, il pourrait constituer un bon modèle d'étude expérimentale

testant la possibilité d'accouplement entre adultes de formes différentes mais aussi les éventuelles différenciations génétiques que peuvent mettre en évidence d'autres approches telles que des techniques électrophorétiques ou le séquençage de l'ADN comme on a pu le faire sur des populations de diplopodes d'Amazonie (Bachmann *et al.* 1998).

Avant tout, il nous a paru nécessaire de clarifier la nature et la position systématique de cette espèce, premières étapes indispensables et contribution à la connaissance de la faune cavernicole du Brésil. La description du genre nouveau *Leodesmus* et sa position dans la tribu Cornalatini constituent les deux apports majeurs de ce travail.

Remerciements

Les auteurs expriment leur amicale reconnaissance à Eleonora Trajano (Institut de Biociências da USP), responsable d'un programme de recherches sur la faune cavernicole du Brésil et à qui est dédié le genre *Leodesmus*, à Ricardo Pinto-da-Rocha (Museo de Zoologie da USP) pour le prêt du matériel original de Schubart et à E.H. Santos pour certaines collectes sur le terrain. Nous remercions également V. Mahnert et B. Hauser (MHNG) qui nous ont confié le matériel déposé à Genève, Richard L. Hoffman (Virginia Museum of Natural History) pour les discussions éclairantes relatives à la systématique de *L. ypo-rangae* ainsi que P. Blandin (MNHN), B. Condé (Musée de la Ville, Nancy), H. Enghoff (Zoologisk Museum, Copenhague) et M. Lamotte (MNHN) pour leur lecture critique du manuscrit. L'iconographie de cette note est largement due à Michèle Bertoncini (MNHN).

RÉFÉRENCES

Auler A. & Farrant A. R. 1996. — A brief introduction to karst and caves in Brazil. *Proceedings of the University of Bristol Spelaeological Society* 20 : 187-200.

Bachmann L., Tomiuk J., Adis J. & Vohland K. 1998. — Genetic differentiation of the millipede *Pycnotropis epiclysmus* inhabiting seasonnaly inundated and non-flooded Amazonian forests. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 36 : 65-70.

Barr T. C. 1968. — Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology* 2 : 35-102.

Bernardi G. 1980. — Les catégories taxonomiques de la systématique évolutive : 373-425, *in* Bocquet C., Génermont J. & Lamotte M. (eds), Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal. Tome III. *Mémoires de la Société zoologique de France* 40.

Blandin P. 1980. — Les critères morphologiques : 15-63, *in* Bocquet C., Génermont J. & Lamotte M. (eds), Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal. Tome III. *Mémoires de la Société zoologique de France* 40.

Culver D. C. 1982. — *Cave Life. Evolution and Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 189 p.

Culver D. C., Kane T. C. & Fong D. W. 1995. — *Adaptation and natural selection in caves. The evolution of* Gammarus minus. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 223 p.

Devillers C. & Tintant H. 1996. — *Questions sur la théorie de l'évolution*. PUF, Paris, 256 p.

Futuyma D. J. 1986. — *Evolutionary Biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, 600 p.

Génermont J. & Lamotte M. 1980. — Le concept biologique de l'espèce dans la zoologie contemporaine : 427-452, *in* Bocquet C., Génermont J. & Lamotte M. (eds), Les Problèmes de l'espèce dans le règne animal. Tome III. *Mémoires de la Société zoologique de France* 40.

Geoffroy J. J. 1984. — *Opisthocheiron canayerensis* (Diplopoda : Craspedosomatida) : répartition de l'espèce et variations de la pigmentation. *Mémoires de Biospéologie* 11 : 295-302.

Geoffroy J. J. 1997. — Biodiversité et conservation : l'exemple des diplopodes cavernicoles de France. *Mémoires de Biospéologie* 24 : 25-32.

Ginet R. & Decu V. 1977. — *Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines*. J. P. Delarge, Paris, 345 p.

Gnaspini P. & Trajano E. 1994. — Brazilian cave invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista Brasileira de Entomologia* 38 : 549-584.

Gnaspini-Netto P. & Trajano E. 1991. — Provincia Espeleológica do vale do Ribeira, região da Fazenda Intervales, SP : Exploração, topografia e biologia. *Espeleo-Tema* 16 : 41-74.

Godoy N. M. & Trajano E. 1984. — Aspectos da biologia dos diplópodos cavernícolas no Vale do Alto Ribeira (Abstract) : 7-8, *in* Sociedada Brasilieira de Zoologia (eds), *Resumos XIth Congresso Brasilieiro de Zoologia, Belém*. Universidade Federal do Pará, Belém, Pará.

Hoffman R. L. 1969. — Chelodesmid studies IV : A summary of the tribe Batodesmini, with the description of a new species of *Biporodesmus* from northwestern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia,* São Paulo 22 : 263-283.

Hoffman R. L. 1980. — *Classification of the Diplopoda*. Muséum d'Histoire naturelle de Genève, Genève, 237 p.

Hoffman R. L. 1990. — Chelodesmid studies. XX : Millipeds of the new Brazilian tribe Cornalatini. *Papéis Avulsos de Zoologia,* São Paulo 37 : 23-37.
Howarth F. G. 1983. — Ecology of cave arthropods. *Annual Review of Entomology* 28 : 365-389.
Howarth F. G. 1987. — The evolution of non-relictual troglobites. *International Journal of Speleology* 16 : 1-16.
Howarth F. G. 1993. — High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *American Naturalist* 142 : 65-77.
Humphreys W. F. & Shear W. A. 1993. — Troglobitic millipedes (Diplopoda : Paradoxosomatidae) from semi-arid Cape Range, Western Australia-systematics and biology. *Invertebrate Taxonomy* 7 : 173-195.
Juberthie C. 1983. — Le milieu souterrain : étendue et composition. *Mémoires de Biospéologie* 10 : 17-65.
Juberthie C. 1984. — La colonisation du milieu souterrain ; théories et modèles, relation avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mémoires de Biospéologie* 11 : 65-102.
Juberthie C. & Decu V. 1994. — Structure et diversité du domaine souterrain ; particularités des habitats et adaptations des espèces : 5-22, *in* Juberthie C. & Decu V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica*. Tome 1. Société de Biospéologie, Moulis-Bucarest.
Kane T. C. & Culver D. C. 1991. — The evolution of troglobites *Gammarus minus* (Amphipoda : Gammaridae) as a case study. *Mémoires de Biospéologie* 18 : 3-14.
Karmann I. & Sanchez L. E. 1986. — Speleological provinces in Brazil : 151-153, *in* Comisión Organizadora del IX Congreso Internacional de Espeleología (eds), *Communicaciones 9e Congresso Internacional de Espeleología*. Vol. 1, UIS, FEE, FCE, Barcelona.
Krabbe E. & Enghoff H. 1984. — Morphological variability in a population of *Orthoporus antillanus* (Pocock, 1894) from Barbados, with notes on the taxonomic status of the species (Diplopoda : Spirostreptida, Spirostreptidae). *Entomologica scandinavica* 15 : 333-339.
Laing C. D., Carmody G. R. & Peck S. B. 1976. — How common are sibling species in cave inhabiting invertebrates ? *American Naturalist* 110 : 184-189.
Lamotte M. 1994. — *Théorie actuelle de l'évolution.* Hachette, Paris, 400 p.
Le Bret M. 1963. — Les grottes du Rio Ribeira. *Spelunca,* 4e série 3 : 31-42.
Le Bret M. 1975. — *Merveilleux Brésil souterrain*. Éditions de l'Octogone, Vestric, 235 p.
Lino C. F. 1989. — *The fascination of underground Brazil.* Editoras Rios, Rio de Janeiro, 279 p.
Lino C. F. & Allievi J. 1980. — *Cavernas Brasileiras.* Edicões Melhoramentos, Saõ Paulo, 168 p.
Maire R. 1990. — *La Haute-Montagne Calcaire (Karstologia Mémoires n°3).* FFS, Lyon, 750 p.
Mauriès J. P. 1974. — Un cambalide cavernicole du Brésil, *Pseudonannolene strinatii* n. sp. (Myriapoda-Diplopoda). *Revue suisse de Zoologie* 81 : 545-549.
Mayr E. 1954. — Change of genetic environment and evolution : 157-180, *in* Huxley J. (ed.), *Evolution as a Process*. Mac Millan, London.
Mayr E. 1963. — *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 797 p.
Mayr E. 1974. — *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris, 496 p.
Mayr E. 1993. — *Darwin et la pensée moderne de l'évolution*. Odile Jacob, Paris, 248 p.
McCormick T. & Sarbu S. 1991. — Development of mitochondrial DNA analysis in the troglophilic amphipod *Gammarus minus*. *Mémoires de Biospéologie* 18 : 15-17.
Peck S. B. 1981. — The geological, geographical and environmental setting of cave faunal evolution: 501-502, *in Proceedings of the Eigth International Congress of Speleology, Bowling Green, Kentucky*. Vol. 2. Organization Commitee of the 8th ICS, Bowling Green.
Pinto-Da-Rocha R. 1995. — Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis Avulsos de Zoologia,* São Paulo 39 : 61-173.
Sanchez L. E. 1984. — Caves and karst of the Upper Ribeira Valley, SP : a proposal of preservation. *Espeleo-Tema* 14 : 9-21.
Schubart O. 1946. — Primeira contribução sôbre os diplôpodos cavernícolas do Brasil : 307-314, *in* Sociedade Brasileira de Entomologia (eds), *Livro de homenagem a Romualdo Ferreira d'Almeida*. SBE, São Paulo.
Schubart O. 1956. — « Leptodesmidae » brasileiras II. O gênero « Obiricodesmus » (Diplopoda, Proterospermophora). *Revista Brasileira de Biologia* 16 : 341-348.
Schubart O. 1957. — Cryptodesmidae do litoral do Estado de Saõ Paulo (Diplopoda, Proterospermophora). *Anais Academia Brasileira Ciências* 28 : 373-386.
Shear W. A. 1992. — A new genus and two new species of millipedes from the Cape Range, Western Australia (Diplopoda Polydesmidae Paradoxosomatidae). *Records of the Western Australian Museum* 15 : 777-784.
Silhavy V. 1974. — A new subfamily of Gonyleptidae from Brazilian caves, Pachypospeleinae subfam. n. (Opiliones, Gonyleptomorphi). *Revue suisse de Zoologie* 81 : 893-898.
Strinati P. 1971. — Recherches biospéologiques en Amérique du Sud. *Annales de Spéléologie* 26 : 439-450.
Strinati P. 1975. — Faune des Grutas das Areias (São Paulo, Brazil) : 37-38, *in* S.A.S.A. (ed.), *International Symposium on Cave Biology and Cave Paleontology*. S.A.S.A., Oudtshoorn.

Thompson M. V. F. & Moracchioli N. 1996. — Population ecology of *Chelodesmus yporangae* (Schubart, 1946) (Diplopoda : Polydesmida : Chelodesmidae), a cavernicolous millipede from Southeastern Brazil. *Mémoires de Biospéologie* 23 : 249-254.

Trajano E. 1986. — Brazilian cave fauna : composition and preliminary characterization : 155-158, *in* Comisión Organizadora del IX Congreso Internacional de Espeleología (eds), *Communicaciones 9e Congresso Internacional de Espeleología*. Vol. 2. UIS, FEE, FCE, Barcelona.

Trajano E. 1987. — Fauna cavernicola brasileira : composição e caracterização preliminar. *Revista Brasileira de Zoologia* 3 : 533-561.

Trajano E. 1991. — Populational ecology of *Pimelodella kronei*, troglobitic catfish from Southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). *Environmental Biology of Fishes* 30 : 407-421.

Trajano E. 1993. — A review of biospeleology in Brazil. *Boletim Sociedade Venezolana Espeleologia* 27 : 18-23.

Trajano E. 1995. — Evolution of tropical troglobites : applicability of the model of Quaternary climatic fluctuations. *Mémoires de Biospéologie* 22 : 203-209.

Trajano E. 1997. — Threatened fishes of the world : *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) (Pimelodidae). *Environmental Biology of Fishes* 49 : 332.

Trajano E. & Gnaspini-Netto P. 1991a. — Notes on the food webs in caves of Southeastern Brazil. *Mémoires de Biospéologie* 18 : 75-79.

Trajano E. & Gnaspini-Netto P. 1991b. — Composição da fauna cavernicola brasileira, com uma análise da distribuição do táxons. *Revista Brasileira de Zoologia* 7 : 383-407.

Trajano E. & Sanchez E. 1994. — Brésil : 527-540, *in* Juberthie C. & Decu V. (eds), *Encyclopaedia Biospeologica*. Tome 1. Société de Biospéologie, Moulis-Bucarest.

Vandel A. 1964. — *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

Wiley E. O. 1981. — *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. J. Wiley & Sons, New-York, 439 p.

Soumis le 4 novembre 1998 ;
accepté le 19 juillet 1999.